1我国五种仙茅科植物叶形态及其分类学意义

田琴1,2,段涵宁1,王云强3,李海涛3,李璐1*

(1. 西南林业大学 生物多样性保护学院,昆明 650224; 2. 西南林业大学 林学院,昆明 650224; 3. 中国医学科学院药用植物研究所云南分所云南省南药可持续利用重点实验室,

云南,景洪 666100)

摘要:为澄清仙茅科属间系统关系的分类学问题,本文选择了我国仙茅科三属五种植物为研究对象,利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术,观察了其叶形态、叶表皮显微特征和叶解剖特征,结果如下: (1)叶形态有三种:小型平整叶、中型波状叶、大型折扇状叶。 (2)叶表皮毛状体结构为单细胞单列,可分为三类:长柔毛、糙伏毛和星状柔毛。 (3)叶表皮细胞有六边形和五边形,气孔为平列型、椭圆形,气孔大小和密度呈反比。 (4)蜡质纹饰有四类:光滑、颗粒、屑状和壳状。 (5)叶中脉横切面分平整型和龙骨型,维管束有圆形和长圆形,叶表皮厚度和表皮细胞具相关性。五种植物的叶形态和叶解剖特征比较分析认为,一些特征组合有助于理解属间亲缘关系,其余特征则适用于种间物种鉴定。

关键词: 仙茅属, 小金梅草属, 叶形态, 叶解剖, 大叶仙茅属, 分类学

中图分类号: Q944

文献标识码: A

文章编号:

Leaf morphology and its taxonomic significance of five species in hypoxidaceae from China

TIAN Qin^{1, 2}, DUAN Hanning¹, WANG Yunqiang³, LI Haitao³, LI Lu^{1*}

1. Department of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224,

Yunnan, China; 2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan,

China; 3. Laboratory of Southern Medicinal Resources of Yunnan Key, Yunnan Branch Institute of Medicinal Plants, Chinese Academy of Medical Sciences, Jinghong, 666100, Yunnan, China)

Abstract: In order to provide new data for clarification of the generic relationship in Hypoxidacae, morphology, ultrastructure, and anatomy of leaf from five species in Hypoxidaceae were investigated using microscope, scanning electronic microscope (SEM), and paraffin section. It

基金项目: 国家自然科学基金(32060049); 全国第四次中药资源普查项目(GZY-KJS-2018-004)[Supported by National Nature Science Foundation of China (32060049); the Fourth National Survey on Chinese Medicinal Resources (GZY-KJS-2018-004)]。

第一作者:田琴(1994-),硕士研究生,研究方向为植物分类学,(E-mail)3488582237@qq.com。*通信作者:李璐,副研究员,硕士导师,研究方向为植物系统与进化、植物形态解剖学,(E-mail)lilusaraca@foxmail.com。

turned out that there were five points of views as below: (1) Three types of leaf shapes were characterized, including small-even, middle-wave, and large-plicate. (2) Trichomes were single-celled and uniseriate, and grouped into pilose, strigose, and stellate. (3) Shapes of leaf epidermal cells were hexagon and pentagon, while stomata was paracytic and elliptic with a correlation between size and density. (4) Sculptures of wax in epidermis was classified into smooth, granular, scales, and crust. (5) Leaf anatomy revealed two types of vascular bundles and relevence between thickness of epidermis and size of epidermal cells. Based on comparative morphology and anatomy of leaf, it is suggested that complex of some characters would be helpful for understanding of generic relationships in *Hypoxis* L., *Curculigo* Gaertn. and *Molineria* Colla., while other characteristics for species identifications.

Key words: Curculigo, Hypoxis, lead morphology, leaf anatomy, Molineria, taxonomy

仙茅科(Hypoxidaceae)约有 10 属 200 种,主要分布于南半球,部分见于北半球,在地理分布上形成了非洲南部和印度洋两个分布中心,被放在天门冬目(Asparagales),与兰科(Orchidaceae)具有亲缘关系(Kocyan et al., 2011; APG, 2016)。该科为多年生草本植物,具有以下典型分类学特征(钱啸虎等,1985; Ji & Merrow, 2000; Kocyan et al., 2011)。(1)叶基生,具宿存叶基,有柄或无柄;叶片披针形,具明显的折扇状叶脉,毛被为非腺状型(non-glandular integument)。(2)花单生或总状花序或穗状花序,有时花序轴急剧缩短成头状或伞房状;花为辐射对称,具6枚花被片,排成两轮,外轮较小,背面绿色,内轮较大、为花瓣状、金黄色;子房下位,子房顶端常具喙。(3)果为蒴果或浆果。

仙茅科在我国约有4属10种(Liu et al., 2012; 王文广等, 2019),分别是小金梅草属(Hypoxis L.)、仙茅属(Curculigo Gaertn.)、大叶仙茅属(Molineria Colla.)和华仙茅属(Sinocurculigo Z. J. Liu, L. J. Chen & K. Wei Liu)(Liu et al., 2012)。小金梅草属约有100种,广布于热带地区,我国仅有小金梅草一种(Hypoxis aurea),为多年生矮小草本,产南方地区。仙茅属约有20种,广布于世界热带和亚热带地区,我国有2种,包括光叶仙茅(Curculigo glabrescens)和仙茅(C. orchioides),见于华南和西南。大叶仙茅属约10种,分布于热带地区,我国有6种,包括:大叶仙茅(Molineria capitulata)、短莛仙茅(M. breviscapa)、绒叶仙茅(M. crassifolia)、疏花仙茅(M. gracilis)、中华仙茅(M. sinensis)和喜马拉雅仙茅(M. prainiana)(王文广等,2019)。华仙茅属是根据种子不具纵凸纹、柱头具毛、侧膜胎座等形态特征并结合分子证据而成立的单种属,仅包括台山华仙茅(Sinocurculigo taishanica)一种,分布于我国广东省台山市(Liu et al., 2012)。

长期以来,仙茅科属间亲缘关系较为复杂,亟待澄清 (Kocyan et al., 2011)。一方面,较为突出的分类学问题是仙茅属和大叶仙茅属间的界限不清。在传统分类系统里,后者的成员常被放置在仙茅属 (钱啸虎, 1985; Ji & Merrow, 2000)。同时,分子系统学也认为这两个属的物种划分非常困难,本应放在仙茅属的物种常与大叶仙茅属为伍,反之亦然 (Kocyan et al., 2011)。尽管有研究认为它们在茎干、花、果和种子等组织器官方面差异明显,足以将其分开 (Henderson, 1987),但一些关键的分类学特征并不稳定,在属间存在交叉重叠(Kocyan et al., 2011)。早期研究根据果喙的有无来区别仙茅属(有果喙)和大叶仙茅属(无果喙)(Nel, 1914)。然而,这个特征并不稳定,一些被放置在大叶仙茅属的物种也具果喙(Koycan et al., 2011)。后来有学者提出了一个看似较为稳定但并不容易观察的解剖特征,即花药横切面的对称性,对称的是仙茅属,不对称的为大叶仙茅属(Hilliard & Burtt, 1978)。但后来的研究表明,这个特征和果喙一样,在大叶仙茅属的一些物种里,花药横切面既有对称也有不对称,并据此把大叶仙茅属的两个种又放回仙茅属(Kocyan & Endress, 2001b; Kocyan, 2007)。因此,这两个属的形态鉴别特征需要补充新资料。目前,能较好

地区分这两属的特征是种喙的有无,即仙茅属的种子具种喙(指种柄末端的延伸),且种皮表面具条状纹饰;大叶仙茅属的种子无喙,较小,条状种皮纹饰有有或无(Henderson, 1987; Wiland, 1997; Nordal, 1998; Kocyan et al., 2011)。另一方面,鉴于仙茅属和大叶仙茅属在分子系统树上并非单系(Kocyan et al., 2011),且华仙茅属也处于这两个属交错镶嵌的分支里(Liu et al., 2012),说明这三个属的亲缘关系有待澄清。此外,在仙茅科的分子系统学里(Kocyan et al., 2011),广布于全球约有100种的小金梅草属,不同产地的物种处于不同分支(Clades)表现为非单系(non-monophyletic),许多物种和非洲的樱茅属(Rhodohypoxis Nel)构成一支(Hypoxis Clade),产自澳洲的两个种与小鸢梅草属(Pauridia Harv.)和矮金梅草属(Saniella)聚为一支(Pauridia Clade)。

事实上,仙茅科是一个研究基础较为薄弱的小科,形态学研究相对较少,且集中在南半球类群(Shah & Gopal, 1970; Thompson, 1976; Thompson, 1978; Thompson, 1979),为近缘属及其近缘科Asteliaceae(Rudall et al., 1998)的系统学提供依据。关于仙茅科植物形态特征的分类学价值,见于新类群的发表(Zona et al., 2009; Sanchez-Ken, 2010; Kocyan & Szymanska, 2016; Roy & Vijayan, 2016; Gore & Gaikwad, 2018; Gaikwad, 2019)和分类系统修订(Zimudzi, 1994; Snijman & Kocyan, 2013; Snijman, 2014; Tiwari, 2020)。值得注意的是,我国仙茅科植物的研究也比较缺乏,除了新类群发表(Liu et al., 2012; 王文广等,2019),其余的仅见于仙茅属药用植物的药材形态鉴定(李隆云,2005)、五种仙茅属药用植物的种子形态观察(董国明和张汉明,1998)及石蒜科五种植物(不包括狭义仙茅科的类群)的叶形态(秦卫华等,2003)。另一方面,仙茅科的仙茅属和小金梅草属植物都富含丰富的药用化学成分,为传统的药用植物资源(钱啸虎,1985; Perus et al., 2018)。最近的传粉生物学表明,小金梅草属的花部形态特征对于紫外光反射(Klomberg et al., 2019)和中国和北美间断分布物种的演化(Ren et al., 2019)具有重要的生态学意义。

叶形态特征在植物分类系统中具有重要的一席之地,尤其在解决一些分类困难的类群时发挥着重要作用,例如:猕猴桃科猕猴桃属(Actinidia Lindl.)(何子灿等,2000)和藤山柳属(Clematoclethra Maxim.)(杨晨璇等,2020)、壳斗科栎属(Quercus L.)(罗艳和周浙昆,2001),凤仙花科凤仙花属(Impatiens L.)(张晓霞等,2013)和蔷薇科蔷薇属(Rosa L.)(曾妮等,2017)。因此,针对仙茅科分类学问题及研究基础薄弱的现象,本文选择我国仙茅科 3 属 5 种植物为研究对象,利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术,比较分析它们的叶形态和超微特征及其叶横切面结构,为仙茅科属间和种间亲缘关系的理解提供形态学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

我国仙茅科 3 属 5 种植物的实验材料均采自云南省南部,采集于 2019—2021 年,三种植物(小金梅草、仙茅和绒叶仙茅)采自景东县无量山(凭证标本依次为 TQ36、TQ37、TQ38); 其余两种(短葶仙茅和大叶仙茅)分别采自河口县和勐腊县(Lilu20190004、Lilu20190003)。 凭证标本存于中国医学科学院药用植物所云南分所标本馆(IMDY)。

1.2 方法

1.2.1 植株叶片形态

在野外,每种植物随机选 5~10 株,每株取 2~5 枚成熟叶,每株共选 30 枚叶。利用米尺测量叶柄长度和叶片的极轴(长)和赤道轴(宽)的最大值,相机拍照记录毛被的有无,统计叶片折扇状脉的数目,据此判断叶片类型。

1.2.2 扫描电镜观察叶表皮超微特征

从标本上取自然晾干的成熟叶片,沿中脉剪取 2 mm×2 mm的小方块各 4 片,把叶片的背面和正面用导电胶固定在样品台上,喷金镀膜。利用德国蔡司电子扫描显微镜(Zeiss Evo LS10)观察叶表皮的毛被、表皮细胞、气孔器内外孔盖等超微特征。表皮超微特征的判断和术语概念参照相关文献(Barthlott et al., 1998; Wilhelm et al., 2008)。

1.2.3 光学显微镜观察叶表皮形态

野外采集回来的成熟叶片,趁新鲜分段固定于 FAA(50%酒精:醋酸:甲醛 = 90:5:5)24 小时以上。叶表皮形态显微观察,参照醋酸-过氧化氢法(孙同兴和江幸山,2009)。沿叶片中脉剪取 1cm×1cm 的小方块,浸泡在等比例的 30%醋酸-过氧化氢溶液中,置于 60 ℃恒温培养箱中 12~24 h。待叶肉与叶表皮细胞分离后,用毛笔轻轻刷去叶肉细胞,置于载玻片上,制成临时玻片。每个物种选取 5 个样品,在光学显微镜(莱卡 DM 750)下,每个样品选取 5 个视野,观察拍照,记录上下叶表皮的毛被类型、表皮细胞和气孔类型等,利用 Image J(java)软件测量它们的大小等,随机测量记录 30 个数据,求平均值。其中,气孔指数 = 气孔数/(气孔数 + 表皮细胞数)×100%,气孔密度 = 气孔个数·mm²。

1.2.4 石蜡切片观察叶横切面解剖特征

取 FAA 固定后的成熟叶片各 5 片,沿中脉取 2 mm × 2 mm 的样品,经过酒精梯度脱水、二甲苯透明、浸蜡包埋。常规石蜡切片(厚度为 8 μ m),切片烘干后,经番红-固绿染色、加拿大树脂胶封片;烘干后,在光学显微镜(莱卡 DM 750)下观察拍照。观察拍照 5 个样品的叶横切面特征,包括上下表皮细胞、维管束大小、叶肉细胞等;利用 Image J (java) 软件测量叶片厚度、上下表皮厚度、维管束。

2. 结果与分析

2.1 五种仙茅科植物的叶形态特征

结果表明,五种植物的叶片大小及其折扇状脉数目与植株大小具显著相关性(表1,图版I)。株型小的低矮草本,其叶片也较小,叶脉数少,如小金梅草和仙茅(图版I:1-6)。反之亦然,株型大的植物,其叶片也较大,叶脉数多,如3种大叶仙茅属植物(图版I:7-15)。其次,叶片毛被类型多样,可分为三种类型:长柔毛、糙伏毛、白绒毛,毛被密度在种间差异显著。长柔毛,纤细,最长,可达5cm,稀疏分布在叶背面的叶缘和叶脉处,出现在小金梅草和仙茅(图版I:2-6)。糙伏毛,最短,几乎不足1mm,稀疏分布于叶两面的叶脉隆起处,出现在大叶仙茅和短葶仙茅(图版I:7-12)。白绒毛,较短,约有2~3mm长,密集覆盖于叶片背部,呈毛绒绒的一层,只出现在绒叶仙茅(图版I:15)。

本文根据株型、叶片大小、折扇状叶脉数及叶毛被类型,把 5 种植物的叶片形态划分为 3 类: 平整小型叶、波状中型叶、折扇状大型叶,具体如下。

第一类: 平整小型叶,指叶柄不明显;叶片小、细窄近线性,长8~30 cm,宽不及1 cm; 平整近光滑,无折扇状次级叶脉,主脉明显,次级脉无;叶缘及主脉上被稀疏长柔毛; 株高约10 cm; 见于小金梅草(图版 I: 1-3),生长在高山草坡开阔处。

第二类: 波状中型叶,指叶柄明显,长不及 10~cm,明显短于叶片; 叶片线状披针形,长可达 40~cm,宽不及 2~cm; 叶片平整近光滑,主脉明显,有 8~12~次级脉,但不呈褶皱状; 叶缘和中脉处被稀疏长柔毛; 株高可达 50~cm; 见于仙茅(图版 I:4-6),分布于林下或林缘草地。

第三类: 折扇状大型叶,指叶柄明显,具槽,短于或等长于叶片,可达 80~cm; 叶片阔披针形,长可达 150~cm,宽为 10~30~cm; 叶片具明显折扇状叶脉,主脉明显,具 10~20~cm次级脉,呈折扇状凸起; 叶正面近光滑,叶背面或近光滑或具绒毛; 株高可达 2~m; 见于大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅(图版 I: 7-15),均生长在热带和亚热带常绿阔叶林下。

表 1 五种仙茅科植物的叶形态

Table 1 Leaf morphology of five species in Hypoxidaceae

物种	株高	叶柄长	叶(长×宽)	次级脉数	毛被类型		
Species	Plant	Petiole	Leaf (Length×Width)	Secondary veins	Trichome type		
	(Height)	(Length)	(cm×cm)	(Number)			
	(cm)	(cm)					
小金梅草	< 10	0	(8~30)×(0.2 ~ 0.8)	0	长柔毛,偶见		
Hypoxis aurea					Pilose, occasionally		
仙茅	< 40	6~20	(17~38)×(0.8~2.5)	8~12	长柔毛, 偶见		
Curculigo orchioides					Pilose, occasionally		
大叶仙茅	< 200	40~80	(50~120)×(10~26)	10~20	长柔毛, 偶见		
Molineria capitulata					Pubescent, occasionally		
短葶仙茅	< 200	50~78	(92~118)×(9~15)	10~20	糙伏毛, 偶见		
M. breviscapa					Strigose, occasionally		
绒叶仙茅	< 200	5~40	(40~112)×(2.5~8)	10~16	白绒毛,密集		
M. crassifolia					White tomentose, densely		



- 1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 7-9. 大叶仙茅; 10-12.短葶仙茅; 13-15. 绒叶仙茅。左. 植株; 中. 叶背面 (上) 和叶正面 (下); 右. 叶背面。ab. 叶背面; ad. 叶正面。
- **1-3.** *Hypoxis aurea*; **4-6.** *Curculigo orchioides*; **7-9.** *Molineria capitulata*; **10-12.** *M. breviscapa*; **13-15.** *M. crassifolia.* **Left.** Plants; **Middle.** Abaxial leaf epidermis; **Right.** Adaxial leaf epidermis. **ab.** Abaxial leaf epidermis.

图版 I 五种仙茅科植物的叶形态 Plate I Leaf morphology of five species in Hypoxidaceae

2.2 五种仙茅科植物的叶表皮毛被显微特征

上述叶形态研究结果表明,叶的毛被类型及密度在五种植物中差异显著。为进一步明确毛被特征的分类学意义,本文利用显微镜和扫描电镜观察了它们的叶表皮毛微形态特征,结果如下。

在显微镜下,五种植物的叶表皮均不同密度地被有毛状体,皆为单列单细胞毛状体,单生或簇生、基部膨大、具明显毛囊;其中有 4 个种集中分布在叶缘和叶背中脉处(图版 II:3,6,9,12),仅有绒叶仙茅密集分布在叶柄和叶背(图版 II:15)。根据毛状体的长度和形态,将其分为三类,长柔毛(pilose)、星状毛(stellate)和糙伏毛(strigose)。第一类:长柔毛,是指毛状体为单列单细胞,长可达 1~2 mm,通体纤细,线型缠绕状,稀疏出现在叶缘和叶背叶脉处,看似光滑近无毛;较为常见,见于小金梅草、仙茅和大叶仙茅(图版 II:3,6,9)。第二类,指长柔毛从同一个毛囊基部出发,为分叉的星状长柔毛,密集覆盖于叶背,肉眼下为厚厚的一层白绒毛;见于绒叶仙茅(图版 II:14-15;图版 II:15)。第三类,糙伏毛,是指毛状体为单列单细胞,长不及 20 μm,但较为粗壮,从基部向顶部变窄,呈针刺状,通常单生或两到根簇生;见于短葶仙茅的叶缘和中脉(图版 II:12)。在扫描电镜下,本文重点观察了绒叶仙茅的星状长柔毛的超微特征,揭示了其通体纤长、相互缠绕,外壁纹饰光滑、有屑状纹饰等特点(图版 III:14)。

2.3 五种仙茅科植物的叶表皮超微特征

在显微镜和扫描电镜下,五种植物的叶表皮显微特征差异显著(表 2,图版 II,III),包括:表皮细胞垂周壁式样皆为平直-弓形;表皮细胞有两类:六边形(长矩形)和五边形(短矩形);气孔器皆为平列型和椭圆形;描述如下。

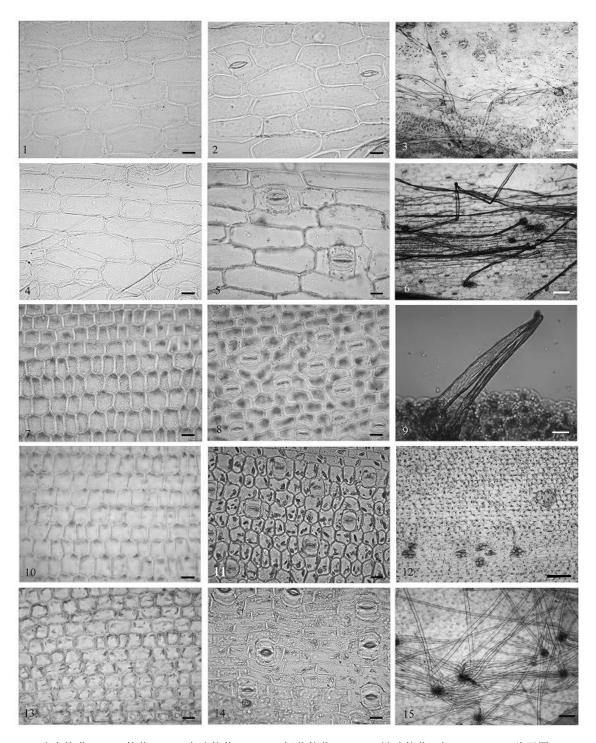
2.3.1 叶表皮细胞特征

在显微镜和扫描电镜下,叶表皮细胞的形态和大小在同种植物的上、下表皮基本一致,但在不同种里差异明显,但表皮细胞垂周壁式样皆为平直-弓形(表 2,图版 II,III,IV)。根据细胞大小和轮廓,可分为两类: 六边形和五边形。前者指表皮细胞平整,为长六边形,呈长矩形;细胞较大,大小平均值为 89.30 μm × 32.63 μm,长宽比平均值为 2.70;出现在小金梅草和仙茅(图版 II:1-2,4-5;图版 III:1-6)。短矩圆形是指表皮细胞略呈凹陷状,为短五边形,呈短矩形;细胞较小,大小平均值为 27.47 μm × 18.82 μm,其长宽比平均值为 1.26;出现在大叶仙茅属的 3 个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)(图版 II:7-15,图版 III:7-9)。从数据分析来看(表 2),两类表皮细胞的大小差异明显,接近 2 倍以上。

2.3.2 叶表皮气孔类型

在显微镜和扫描电镜下,五种植物的气孔器均分布于叶下表皮,偶见上表皮,为平列型(Paracytic),基本轮廓呈椭圆形,但气孔大小、气孔指数和气孔密度在种间略有变化(表 2,图版 II,IV)。气孔指数在五种植物里较为稳定,均保持在 10 以内,均值为 7.78。根据气孔大小和密度,可分为两类。第一类: 大气孔-低密度,指气孔大小均值为 35.00 $\mu m \times 28.88$ μm ; 气孔密度较低,其均值为 5.56; 出现在株型和叶片小的 2 个种(小金梅草和仙茅)(图版 II: 1-6; 图版 IV: 1-6)。第二类: 小气孔-高密度,指气孔较小,大小均值为 22.94 $\mu m \times 17.38$ μm ; 气孔密度较高,均值为 20.90; 出现在大叶仙茅属 3 种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒毛仙茅)(图版 II: 7-12; 图版 IV: 7-13)。

因此,五种植物的叶表皮细胞和气孔特征在种间差异明显,可把叶表皮超微特征分为两类。第一类,指表皮细胞六边形,呈长矩形、气孔大但密度低,出现在株型矮和叶片小的2个种(小金梅草和仙茅)。第二类,指表皮细胞五边形,为短矩形、气孔小但密度高,出现在株型高、叶片大的大叶仙茅属3个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。



1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 6-9. 大叶仙茅; 10-12. 短葶仙茅; 13-15. 绒叶仙茅。标尺= $20\mu m$,除了图 3、6、9、12、15,标尺 = $100 \mu m$ 。

1-3. Hypoxis aurea; 4-6. Curculigo orchioides; 6-9. Molineria capitulata; 10-12. M. breviscapa; 13-15. M. crassifolia. Bars = $100 \mu m$ in Fig. 3, 6, 9, 12, 15, and other bars = $20 \mu m$.

图版 II 显微镜下五种仙茅科植物的叶下表皮

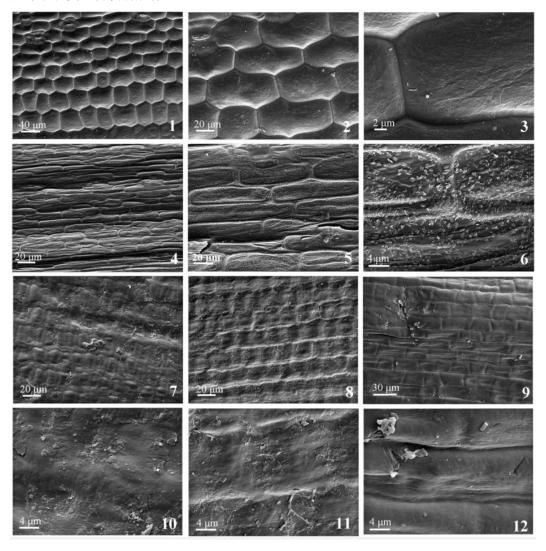
Plate II Abaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under microscope

2.3.3 叶表皮蜡质纹饰

扫描电镜下,低倍放大(x400~1000)条件下,主要观察表皮细胞形态和大小以及气

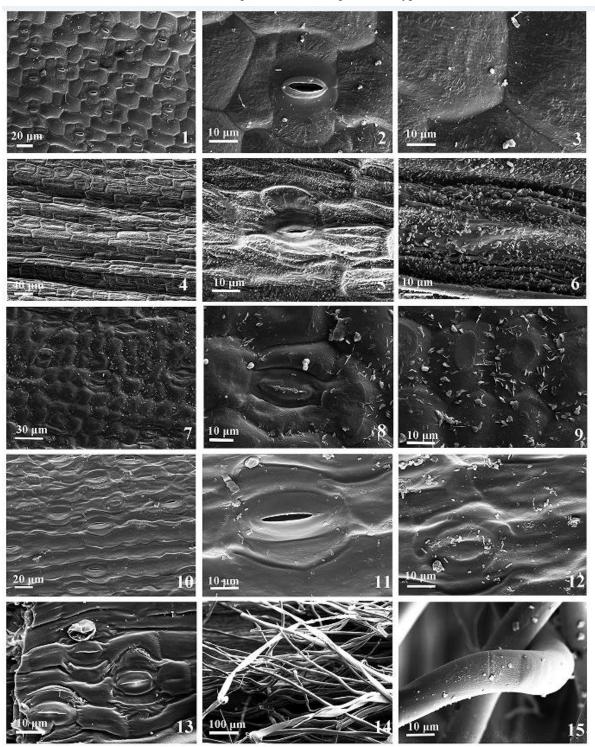
孔类型,蜡质纹饰特征不明显;但在高倍放大(x 2000~5000)条件下,清晰可见。蜡质纹饰的类型及分布在同种和不同种植物的叶上、下表皮变化较大(图版 III,IV),共观察到4种类型:光滑型、屑状、壳状和颗粒状。光滑型(smooth)是指叶表皮细胞表面光滑平整,蜡质纹饰层较薄、不明显,偶见颗粒状碎屑,出现在小金梅草的上表皮(图版 III:1-3)。屑状纹饰(scales),是指叶表皮细胞表面有不规则薄片状突起,呈蜡屑状散落,密集分布于仙茅的上表皮(图版 III:6)和下表皮(图版 IV:5,6),稀疏均有分布在大叶仙茅的下表皮(图版 IV:7-9)。壳状纹饰(crusts)是指蜡质纹饰厚薄不一,为不规则的壳状突起,出现在大叶仙茅和短葶仙茅的上表皮(图版 III:7-11)。颗粒状纹饰(granular)指蜡质纹饰成大小不一的圆形或方形的颗粒状突起,稀疏出现绒叶仙茅的上表皮(图版 III:12)或与其他三种纹饰不同程度混合出现在5种植物的叶下表皮(图版 IV)。

比较分析认为,叶上表皮的蜡质纹饰在同种植物里较为单一,容易区别,共有 4 类(光滑、屑状、颗粒和壳状)。例如: 前三种类型依次出现在小金梅草(图版 III: 1-3)、仙茅(图版 III: 6)和绒叶仙茅(图版 III: 9,12),而壳状出现在大叶仙茅属的 2 个种(大叶仙茅和短葶仙茅)(图版 III: 7,10; 8,11)。然而,叶下表皮蜡质纹饰相对复杂,为 2 种类型的混合体,在种间不易区分。例如: 颗粒和壳状纹饰稀疏混合出现在小金梅草(图版 IV: 1-3),颗粒和壳状密集混合出现在仙茅(图版 IV: 4-6),颗粒和屑状不同程度混合出现在大叶仙茅属的 3 个种(图版 IV: 7-12)。因此,蜡质纹饰在叶上表皮的差异显著,而在叶下表皮显得没有规律。



- 1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 7, 10. 大叶仙茅; 8, 11. 短葶仙茅; 9, 12. 绒叶仙茅。
- **1-3.** Hypoxis aurea; **4-6.** Curculigo orchioides; **7, 10.** Molineria capitulata; **8, 11.** M. breviscapa; **9, 12.** M. crassifolia.

图版 III 扫描电镜下五种仙茅科植物的叶上表皮超微形态特征 Plate III Ultrastructure of adaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under SEM



- 1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 7-9. 大叶仙茅; 10-12. 短葶仙茅; 13-15. 绒叶仙茅。
- **1-3.** Hypoxis aurea; **4-6.** Curculigo orchioides; **7-9.** Molineria capitulata; **10-12.** M. breviscapa; **13-15.** M. crassifolia.

图版 IV 五种仙茅科植物的叶下表皮超微形态特征

Plate IV Ultrastructure of abaxial leaf epidermis of five species in Hypoxidaceae under SEM

表 2 五种仙茅科叶表皮形态特征

ceae
18

	しませ				てませ			
物种名	上表皮	:.	下表皮					
Species	Adaxial leaf epid	Abaxial leaf epidermis						
	细胞大小	长宽	细胞大小	长宽	气孔大小	长	气孔	气孔
	Epidermal cell	比	Epidermal cell	比	Stomata size	宽	指数	密度
	(L_1*W_1)	L_1/M	(L_2*W_2)	L_2/M	(L*W)	比	(%)	(mm ⁻²
		2		2		L*	SI)
						M		SD
小金梅草	87.53	2.56	95.72	2.70	34.32	1.20	9.14	6.24
Hypoxis	(38.87~105.40)		(43.16~126.52)		(29.49~40.56)			
aurea	*34.23		*35.41		*			
	(22.86~50.41)		(21.89~36.34)		28.62			
					(21.89~36.34)			
仙茅	84.33	2.87	84.63	2.69	35.69	1.23	7.52	4.88
Curculigo	(21.11~114.66		(41.12~115.57)		(28.31~40.01)			
orchioide	*29.38		* 31.50		*			
S	(24.43~56.42)		(21.01~40.98)		29.13			
					(25.07~31.72)			
大叶仙茅	27.25	1.51	24.75	1.27	20.24	1.30	6.80	16.31
Molineria	(15.84~36.95)		(16.40~37.72)		(16.88~23.31)			
capitulata	*18.09		*19.55		*			
	(12.33~21.56)		(13.93~29.63)		15.59			
					(13.93~18.85)			
短莛仙茅	27.90	1.48	25.56	1.29	25.17	1.35	7.62	21.60
М.	(24.01~31.40)		(14.32~37.23)		(19.04~30.88)			
breviscap	*18.85		*18.70		*			
а	(11.90~25.67)		(13.01~27.75)		18.08			
					(15.54~22.33)			
绒叶仙茅	26.25	1.27	33.08	1.21	23.41	1.28	7.83	24.80
M.	(19.06~32.16)		(14.66~63.19)		(19.50~28.33)			
crassifoli	*20.64		*17.08		*			
a	(14.56~27.21)		(13.25~22.64)		18.47			
					(14.13~25.29)			

注: L_1 . 上表皮细胞长度; W_1 . 上表皮细胞宽; L_2 . 下表皮细胞长度; W_1 . 下表皮细胞宽; L_3 . 气孔长度; W_3 . 气孔宽度; S_1 . 气孔指数; S_2 . 气孔密度; **单位**: 微米。

Note: L_1 . Length of adaxial epidermal cell; W_1 . Width of adaxial epidermal cell; L_2 . Length of abaxial epidermal cell; W_1 . Width of abaxial epidermal cell; U_2 . Length of stomata; U_3 . Stomatal Index; U_4 . Stomatal Density. Unit: U_4 m.

2.4 五种仙茅科植物的叶横切解剖特征

为揭示叶片横切面解剖特征在种间的差异,本文观察了五种植物的中脉和侧脉处的叶横切面。结果表明,五种植物的叶横切面解剖特征较为相似,皆由形态显著的三种组织构成:表皮层、叶肉组织和维管束。但叶中脉横切面形态、上下表皮细胞大小、叶片厚度、叶肉组

织厚度和维管束形态等在种间差异明显(表3,图版V),具体如下。

首先,中脉横切面的轮廓在五种植物略有变化,根据中脉两侧的叶横切面形成的夹角大小,将其分为平整型(even)和龙骨状(carinate)。平整型指夹角处于 160°~180°范围,切面轮廓看上去近乎平直,为一直线;出现在 3 属 3 种(小金梅草、仙茅和绒叶仙茅)。龙骨状,又称 V-字型,指夹角为 90°~160°范围,切面轮廓呈 V-字型;出现在大叶仙茅属的 2 个种(大叶仙茅和短葶仙茅)。

其次,数据分析表明,叶片厚度和叶肉和中脉的厚度呈明显的正相关,但与叶型大小呈负相关,明显可以分为两类。第一类,小叶-厚叶型,出现在株型矮、叶片小的 2 属 2 种(小金梅草和仙茅)。它们的叶片厚度在 120 μ m 以上(156.51,123.13),均值为 139.82;叶肉厚度处于保持在 80 μ m 左右(87.56,84.73),均值为 86.14;中脉厚度在 190 μ m 及以上(190~320),均值为 254.65。第二类,大叶-薄叶型,出现在株型高、叶片大的大叶仙茅属 3 个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。三个种的叶片厚度约为 90 μ m(90.65,92.86,102.37),均值 95.30;叶肉厚度约为 65 μ m 左右(68.54,61.30,64.22),均值 64.68;中脉厚度集中在 160 μ m(160.25,166.18,159.56),均值为 161.99。因此,叶片厚薄和叶片大小呈一定相关性。

再次,从叶横切面轮廓和统计分析比较,可以看出同种植物的叶上、下表皮细胞大小及其厚度差异显著,尤其在中脉处的上下表皮较为突出(图版 V: 2, 5, 8, 11, 14),可以分为两类。第一类:等大型表皮细胞,指上、下表皮细胞近等大,其比值为 1.10~1.50,出现在 2 属 2 种,即小金梅草(1.37)(图版 V: 1-3)和仙茅(1.11)(图版 V: 4-6)。第二类:不等大型表皮细胞,指上表皮细胞比下表皮细胞大 1.5 倍以上(1.50~3.50),见于大叶仙茅属的 3 个种:大叶仙茅(2.72)(图版 V: 7-9)、短葶仙茅(3.27)(图版 V: 10-12)和绒叶仙茅(1.54)(图版 V: 13-15)。

最后,维管束形态在种间差异明显,根据木质部和韧皮部构成的轮廓,可分为两类。第一类:圆形维管束,指叶中脉横切面上,韧皮部集中分布在木质部周围,在上下表皮细胞之间有明显的叶肉细胞组织相互隔离,形成一个闭合环,见于2属3种(小金梅草、大叶仙茅和短葶仙茅)(图版 V: 2,8,11)。第二类:长圆形维管束,指叶中脉横切面上,韧皮部延伸至上下表皮处,靠上表皮的部位比近下表皮处的细胞数目较多,呈上宽下窄的不规则形态,见于2属2种(仙茅和绒叶仙茅)(图版 V: 5,14)。

由此可见,叶横切面解剖特征在种间差异显著。根据叶中脉横切面轮廓、叶片厚度和上下表皮细胞大小等,可分为两类。第一类:中脉平整、叶片厚、表皮细胞等大,出现在2属2种(小金梅草和仙茅)。第二类:中脉突起-叶片薄、表皮细胞不等大,见于大叶仙茅属的3个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)。

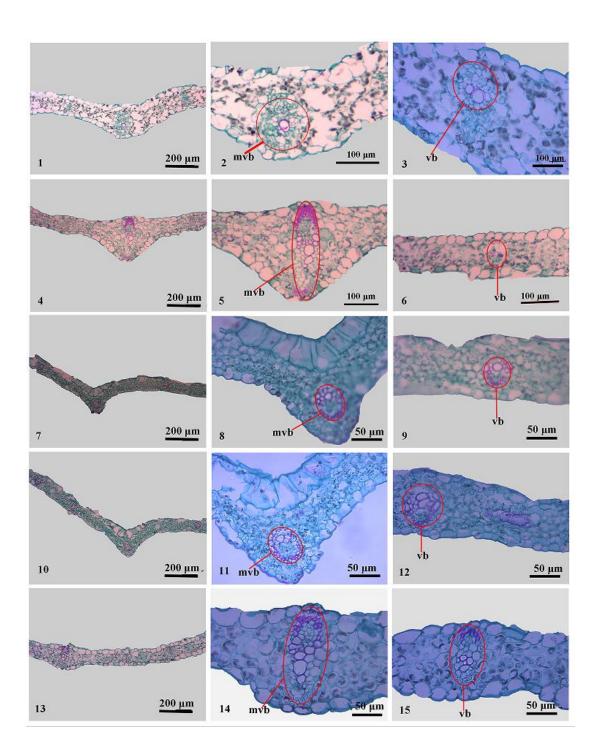
表 3 五种仙茅科植物叶横切解剖特征

Table 3 Leaf anatomy of five species in Hypoxidaceae

物种	$T_{\rm L}/\mu m$	T _m /µm	T _M /µm	T _{UE} /µm	$T_{LE}/\mu m$	T _{UE} /T _{LE}
Species						
小金梅草 Hypoxis aurea	156.51	87.56	313.19	38.75	28.36	1.37
仙茅 Curculigo orchioides	123.13	84.73	196.11	31.16	28.00	1.11
大叶仙茅 C. capitulata	90.65	68.54	160.25	40.19	14.78	2.72
短莛仙茅 C. breviscapa	92.86	61.30	166.18	40.30	12.32	3.27
绒叶仙茅 C. crassifolia	102.37	64.22	159.56	24.47	17.86	1.54

注: T_L. 叶片厚度; T_M. 中脉厚度 T_m. 叶肉厚度; T_{UE}. 上表皮厚度; T_{LE}. 下表皮细胞厚度。

Note: T_L . Thickness of leaf; T_M . Thickness of midrib; T_m . Thickness of mesophyll; T_{UE} . Thickness of upper epidermis; T_{LE} . Thickness of lower epidermis.



- 1-3. 小金梅草; 4-6. 仙茅; 7-9. 大叶仙茅; 10-12. 短葶仙茅; 13-15. 绒叶仙茅。
- **1-3.** *Hypoxis aurea*; **4-6.** *Curculigo orchioides*; **7-9.** *Molineria capitulata*; **10-12.** *M. breviscapa*; **13-15.** *M. crassifolia.* **mvb**. midrib vascular bundle; **vb**. vascular bundle of secondary veins.

图版 V 五种仙茅科植物叶横切面结构特征

Plate V Anatomical features of leaf transection of five species in Hypoxidaceae

3讨论

针对仙茅科研究资料较少,系统分类问题争议较大的现象,本文选择了我国 3 属 5 种植物为研究对象,利用显微镜、扫描电镜和石蜡切片技术,观察了其叶形态、叶表皮显微特征

和叶横切面解剖结构,比较分析了叶形态特征在属间和种间的差异,探讨了分类学意义,集中在以下五点。

第一、叶形态在种间的差异可以作为属间界限划分依据。前人研究了分布在南半球的 3 个属(Spiloxene、Empodium、Pauridia)10 种植物的叶片特征(Thompson, 1976),根据叶型和中脉维管束特征,把叶形态分为四种: 龙骨状突起叶(carinate)、管槽叶(cannalculate)、圆柱叶(terete)和折扇状叶(plicate); 前三种类型出现在 Spiloxene,可以用于鉴定该属的不同种(Garside, 1942),后一种类型出现在 Empodium。在仙茅科的分类修订研究中,小金梅草属通常被描述为无叶柄、叶片非折扇状的小型叶片(Rudall et al., 1998); 仙茅属和大叶仙茅属常被记录为有叶柄具折扇状的大型叶(Zimudzi,1994; Ji & Merrow, 2000; 王文广等,2019)。可见,根据次级叶脉数反映折扇状叶脉特征,是有分类学意义的。本文观察到的三种类型叶片,可用于属间物种划分。例如: 小金梅草属的小金梅草为平整小型叶; 仙茅属的仙茅具波状中型叶; 大叶仙茅属的 3 个种(大叶仙茅、短葶仙茅和绒叶仙茅)都为折扇状大型叶。

第二、叶表皮细胞形态-气孔类型-中脉特征-叶片厚度-叶表皮层等五个特征组合,在属间具有一定的分布规律。上述五个特征构成的组合,可截然不同分为两类,出现在不同的属。第一类组合,指表皮细胞长矩形(六边形)、气孔大-密度低、中脉平整、叶片厚、表皮细胞等大;该组特征出现在株型小叶片小的 2 属,即小金梅草和仙茅。相反,与上述五个特征相对应、且相反的第二类组合,指表皮细胞短矩圆形(五边形),气孔小-密度高、中脉隆起、叶片薄、表皮细胞不等大;这种组合集中见于大叶仙茅属的 3 个种。因此,本文支持大叶仙茅属应该独立于仙茅属外(Henderson, 1987),也暗示着小金梅草属和仙茅属较为近缘,也为小金梅草属是多系的观点(Kocyan, 2011)提供了新线索。事实上,小金梅草属的叶表皮细胞类型较多样,常以五边形和六边形为主,偶见四边形(Wiland-Szymańska, 2009)。

第三、毛被特征可以作为仙茅科物种鉴定依据。例如,小金梅草、仙茅、大叶仙茅的叶片特征均为:叶片近光滑-长柔毛型的毛被,见于三个种的叶缘处和叶背中脉。短葶仙茅的叶片为近光滑-糙伏毛型,疏生于叶缘和中脉处。其中,绒叶仙茅的毛被特征很典型,叶背密被白色绒毛,显微镜下为分叉的星状长柔毛。这在我国 10 种仙茅科植物里很少见,识别度较高。值得注意的是,本文观察到的 3 属 5 种植物的叶片毛被皆为单细胞单列,与南半球分布的仙茅科普遍具有的叶形态特征(多细胞、多列、分叉星状柔毛)(Thompson,1986;Rudall et al., 1998;Wiland-Szymańska, 2001)截然不同。因此,本文结果为分布在东亚的仙茅科分类提供了新资料。同时,小金梅草属的毛被特征较为多样,既有多细胞多列长柔毛,也有单细胞单列组成的分叉星状柔毛(Rudall et al., 1998;Wiland-Szymańska, 2001)。因此,仙茅科毛被特征的分类学意义值得进一步研究。

第四,五种植物的叶表皮蜡质纹饰,在叶下表皮较为复杂,是以颗粒和碎屑或和壳状不同组合出现的,在种间难以区别。然而,叶上表皮的蜡质纹饰在种间差异明显,可作为物种鉴定依据。例如,小金梅草为光滑型,仙茅为屑状,大叶仙茅为颗粒状,短葶仙茅和绒叶仙茅为壳状。这说明,与其他三个种相比,后两种亲缘关系较近。

第五,叶横切面维管束形态(圆形和长圆形)在属内种间差异明显,可用于物种鉴定。例如,大叶仙茅属2种(大叶仙茅和短葶仙茅)具圆形维管束;而绒叶仙茅为长圆形。此外,其余2属2种(仙茅和小金梅草)为长圆形。值得一提的是,两种类型在小金梅草属里都比较普遍(Wiland-Szymańska, 2001)。

综上所述,本文观察的我国仙茅科 3 属 5 种植物的叶形态和解剖特征,在属间和种间差异显著,具有一定分类学意义。叶片的 5 个特征组合(叶形态+表皮细胞+气孔类型+叶片+上、下表皮细胞厚度)在属间差异明显,可用于属间界限划分。其余特征,包括毛被类型、表皮蜡质纹饰和叶中脉横切面的维管束等在种间各有特点,可作为物种鉴定依据。据此,为更好地理解叶形态特征的分类学意义,特编制了我国仙茅科 3 属 5 种植物分类检索表。

我国五种仙茅科植物分属及分种检索表 一基于叶形态解剖特征 Key to genera and species based on leaf morphology and anatomy

- 1. 植株小型,高不超过 50 cm;叶片小,最宽处小于 2.5 cm,长不超过 40 cm;叶柄不明显;叶缘和中脉处具长单细胞毛;表皮细胞五边形;气孔较大,密度低;中脉平整,叶片较厚,上下表皮细胞等大(2)
- - 3. 叶缘及背面中脉处被稀疏毛; 叶表皮密具壳状纹饰; 中脉维管束圆形 (4)

致谢:西南林业大学云南生物多样性研究院提供实验平台,西南林业大学生物多多样性保护学院古旭老师提供显微镜拍照帮助,中国科学院西双版纳热带植物园公共技术服务中心唐霆高级工程师协助扫描电镜观察。

参考文献:

- ANGIOSPRM PHYLOGENY GROUP, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plant: APG IV [J]. Bot J Linn Soc, 181(1):1-20.
- BARTHLOTT W, NEINHUIS C, DAVID C, et al., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes[J]. Bot J Linn Soc, 126(3):237-260.
- DONG GM, ZHANG HM, 1998. Character of seed micro-morphology in five species of *Curculigo*[J]. Chin J Chin Mat Med, 23(1):6-7. [董国明,张汉明,1998.5 种仙茅属植物种子表面显微特征观察[J]. 中国中药杂志, 23(1): 6-7.]
- GAIKWAD SP, GORE RD, GARAD KU, et al., 2019. *Curculigo sabui* sp. nov. (Hypoxidaceae), a new species from Balaghat Ranges of Maharashtra, India[J]. Nord J Bot, e02340
- GORE RD, GAIKWAD SP, 2018. *Curculigo janarthanamii* (Hypoxidaceae), a new species from Maharashtra, India[J]. Phytotaxa, 357(1): 72 76.
- HENDERSON RJ, 1987. *Molineria* [M]// GEORGE AS. Flora of Australia. Melbourne: CSIRO, 45: 192 193.
- HE ZC, ZHONG Y, LIU HT, et al., 2000. Quantitative taxonomic analyses of *Actinida* (Actinidaceae) in China based on micro-morphology characters of foliar trichomes [J]. Acta

- Phytotax Sin, 38(2): 121-136. [何子灿, 钟扬, 刘洪涛, 等, 2000. 中国猕猴桃属植物叶表皮毛微形态特征及数量分类分析[J]. 植物分类学报, 38(2): 121-136.]
- JI ZH, MEEROW AW, 2000. Amaryllidaceae[M] // WU ZY, RAVEN P.H. Flora of China. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, 24: 264-273.
- KLOMBERG Y, KOUEDE RD, BARTO M, et al., 2019. The role of ultraviolet reflectance and pattern in the pollination system of *Hypoxis camerooniana* (Hypoxidaceae) [J]. Aob Plants, 11:plz057.
- KOCYAN A, ENDRESS PK, 2001. Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other Orchidaceae [J]. Plant Syst Evol, 229:187-216.
- KOCYAN A, DEIRDRE A, SNIJMAN, et al., 2011. Molecular phylogenetics of Hypoxidaceae evidence from plastid DNA data and inferences on morphology and biogeography [J]. Mol Phylogenet Evol, 60(1):122-136.
- KOCYAN A, SZYMANSKA JW, 2016. *Friedmannia*: a new genus from the Seychelles and the beginning of a generic realignment of *Curculigo* (Hypoxidaceae) [J]. Phytotaxa, 283(1): 54–64.
- LI LY, 2005. Study on the germplasm and quality of *Curculigo orchioides* [D]. Chengdu: Chendu University of Traditonal Chinese Medicine. [李隆云. 仙茅种质资源与质量研究[D]. 成都: 成都中医药大学.]
- LIU KW, XIE GC, CHEN LJ, et al., 2012. A New Genus of Hypoxidaceae from China Based on Molecular and Morphological Evidence[J]. PLoS ONE, 7(6):e38880.
- LUO Y, ZHOU ZK, 2001. Leaf epidermis of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* (Qerst.) Schneid. (Fagaceae) [J]. Acta Phytotax Sin, 39(6):489-501. [罗艳,周浙昆,2001. 栎属青冈亚属(壳斗科)的叶表皮研究[J].植物分类学报,39(6):489-501]
- NEL G, 1914. Studien über Amaryllidaceae-Hypoxideae, unter besonderer Berücksichtigung der afrikanischen Arten [J]. Bot Jahrb Syst, 51: 234 286.
- NORDAL I, 1998. Hypoxidaceae[M]// KUBITZKI, K. The families and genera of vascular plants. III. Flowering Plants. Monocotyledons. Berlin: Springer: 286 295.
- ODYUO N, ROY DK, KHAMDI HB, 2016. *Molineria fakimense* (Hypoxidaceae), a new species from Nagaland, India [J]. Rheedea, 26(2):131–135.
- QIN WH, WANG HY, ZHOU SB, et al., 2003. A primary comparative study on leaf epidermis of 6 species in genera of family Amaryllidaceae [J]. J W Anhui Univ, 19(2):48-51. [秦卫华,汪恒英,周守标,等,2003. 石蒜科 6 属 6 种植物叶表皮的初步比较研究[J]. 皖西学院学报,19(2): 48-51.]
- QIAN XH, CHEN SC, 1985. Amaryllidaceae [M]// CHEN P, TING ZZ. Flora Republicae Popularis Sinicae. Vol. 16 (1). [M]. Beijing: Science Press. [钱啸虎,陈心启,1985. 石蒜科 [M] // 裴鉴,丁志遵,中国植物志. 第 16 卷第一分册. 北京: 科学出版社.]
- REN ZX, BERHARDTP, EDENS MR, et al, 2018. Comparative pollen pistil interactions and insect pollination in two *Hypoxis* species (Hypoxidaceae) in China and North America [J]. Plant Syst Evol, 305(3): 115-126.
- ROY DK, VIJAYAN D, 2016. *Molineria garoens* (Hypoxidaceae), a new species from Meghalaya, India[J]. Pleione 10(2): 366-369.
- RUDALL PJ, CHASE MW, CUTLER DF, et al., 1998. Anatomical and molecular systematics of Asteliaceae and Hypoxidaceae [J].Bot J Linn Soc,127:1-42.
- SNIJMAN D, KOCYAN A, 2013. The genus *Pauridia* (Hypoxidaceae) amplified to include *Hypoxis* sect. *Ianthe*, *Saniella* and *Spiloxene*, with revised nomenclature and typification [J]. Phytotaxa,116 (1): 19–33.

- SNIJMAN DA, 2014. A taxonomic revision of the genus *Pauridia* (Hypoxidaceae) in southern Africa [J]. Phytotaxa, 182(1):001-114.
- SHAH GL, GOPAL BV, 1970. Structure and development of stomata on the vegetative and floral organs of some Amaryllidaceae [J]. Ann Bot, 34(3):737-749.
- SUN TX, JIANG XS, 2009. H₂O₂-CH₂COOH maceration,a simple and perfect method for leaf epidermis [J]. Guihaia, 29(1): 44-47. [孙同兴, 江幸山, 2009. 简单有效的叶表皮离析法——过氧化氢-醋酸法[J]. 广西植物, 29(1): 44-47.]
- TIWARI AP, 2020. Taxonomic identity of *Molineria garoense* and lectotypification of *Hypoxis trichocarpa* (Hypoxidaceae) [J]. Phytotaxa, 458(1):77-82.
- THOMPSON MF, 1976. Studies in the Hypoxidaceae. I. Vegetative morphology and anatomy [J]. Bothalia, (12)1: 111-117.
- THOMPSON MF, 1978. Studies in the Hypoxidaceae. II. Floral morphology and anatomy [J]. Bothalia, (12)3: 429-435.
- THOMPSON MF, 1979. Studies in the Hypoxidaceae. III. The genus *Pauridia* [J]. Bothalia, 12(4): 621-625.
- WANG WG, LIU BL, MA XD, et al., 2019. *Molineria prainiana* Deb, a newly recorded species of *Molineria* (Hypoxidaceae) in China [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39 (10): 1881-1883. [王文广,刘必龙,马兴达,等,2019. 中国仙茅科一新记录种 喜马拉雅仙茅 [J].西北植物学报,39 (10): 1881-1883.]
- WILAND-SZYMANKA J, 1997. The genus *Curculigo* (Hypoxidaceae) in Central Africa (Zaire, Rwanda, Burundi). M// Fragm. Flor. Geobot. 42: 9 24.
- WILAND-SZYMANKA J, 2001. The genus Hypoxis (Hypoxidaceae) in Central Africa[J]. Ann. Missouri Bot. Gard. 88, 302 350.
- WILAND-SZYMANKA J, 2009. The genus *Hypoxis* L. (Hypoxidaceae) in the East Tropical Africa: variability, distribution and conservation status[J]. Biod Conserv. 14:1 129.
- WILHELM B, CHRISTOPH N, DAVID C, et al., 2008. Classification and terminology of plant epicuticular waxes[J]. Bot J Linn Soc ,(3):237-260.
- YANG CX, LI CR, LI L, et al., 2020. Leaf epidermis morphology of the Chinese endemic genus *Clematoclethra* (Actinidaceae) and its taxonomic significance[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(6): 997-1010. [杨晨璇,李楚然,李璐,等,2020. 中国特有属藤山柳属(猕猴桃科)植物的叶表皮形态及其分类学意义[J]. 西北植物学报,40(6): 997-1010.]
- ZENG NI, ZHANG JR, CHANG ZY, 2017. Micro-morphological characteristics of leaf epidermis and systematic significance of *Rosa* L. from China[J]. Guihaia, 37(2):169-185. [曾 妮,张建茹,常朝阳,2017. 中国蔷薇属植物叶表皮微形态特征及其系统学意义[J]. 广西植物,37(2): 169-185.]
- ZHANG XX, ZHANG HY, XU WB, et al., 2013.Leaf epidermal characters and their taxonomic significance in Balsaminaceae, China[J].Guihaia,33(4):528-537. [张晓霞,张海燕,许为斌等, 2013. 中国凤仙花科植物叶表皮特征及其分类学意义(英文)[J]. 广西植物, 33(4): 528-537.]